



УДК 581.8(252)(470.661)

ПАРЕНХИМНЫЕ ТКАНИ ВТОРИЧНОЙ КСИЛЕМЫ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ ПОЛУПУСТЫНЬ ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА (ЧЕЧЕНСКАЯ РЕСПУБЛИКА)

**М. У. Умаров²,
Е. С. Чавчавадзе¹
А. Д. Абубакаров²**

¹ Ботанический институт РАН,
Россия, 197376,
г. Санкт-Петербург,
ул. проф. Попова, 2

² Комплексный НИИ РАН,
Россия, 364051, г. Грозный,
Старопромысловое шоссе, 21 а

Изучены паренхимные ткани – аксиальная (продольная) и лучевая (горизонтальная) паренхимы древесины 39 видов дендрофлоры полупустынных местообитаний. Выявлены их структурные особенности и частота встречаемости конкретных вариантов проявления.

Ключевые слова: ксилема, структура древесины, набор признаков, частота встречаемости, аксиальная и лучевая паренхимы, структурные особенности.

Введение

Одним из ведущих факторов, определяющих способность растений поселяться и нормально функционировать в конкретных экологических условиях, является особенности структурной организации вторичной ксилемы – древесины [1-8]. От эффективности функционирования этой комплексной ткани, выполняющей проводящую, запасающую и механическую функции, во многом зависят жизненные процессы, протекающие в теле растения (продвижение воды и минеральных солей, фотосинтез, дыхание и др.).

Цель исследований – выявить структурные особенности пахеренхимной ткани – вторичной ксилемы (древесины), и адаптивные возможности дендрофлоры, обеспечивающие этим видам возможность существования в экстремальных (засушливых) условиях полупустынь.

Материал и методы

Изучены образцы древесины 39 видов дендрофлоры из засушливых бурунных степей Затеречья (Терско-Кумские пески, Чеченская Республика), относящихся к 32 родам и 19 семействам (табл. 1).

По анатомическим срезам и мацерированному материалу выполнены микроскопические описания древесины. Затем выбрано 20 групп структурных признаков, и по разработанной авторами методике [9] для древесины каждого из видов закодированы все варианты их проявления (каждому из которых присвоен определенный цифровой код (количество баллов). Кодирование вариантов в каждой группе признаков проводилось отдельно. Далее коды для 39 видов древесины были сведены в единую таблицу (из-за объема ее мы не приводим) и эти данные использовались для определения частоты встречаемости вариантов проявления в каждой группе признаков. Результаты подсчета приведены в табл. 2, в которой расшифрованы выявленные варианты только по 9 группам признаков структур, связанных с выполнением функции запасаания пластических веществ и проведения их в вертикальном и горизонтальном направлениях. Указана их встречаемость, в том числе и в процентном выражении.

Результаты исследований

Аксиальная (осевая) паренхима в эволюционном отношении считается одной из наиболее молодых и мобильных структур древесины [5, 7, 8, 10–13, 18]. Главная ее функция – запасание пластических веществ и проведение их в вертикальном



направлении. По топографии ее клеток в годичном кольце и наличию или отсутствию контактов клеток этой ткани с сосудами выделяют два типа аксиальной паренхимы: апотрахеальную, не связанную с сосудами, и паратрахеальную, контактирующую с сосудами. В эволюционном плане паратрахеальная паренхима считается более специализированной, нежели апотрахеальная. По распределению клеток в толще годичного слоя и характеру сгруппированности клеток по отношению друг к другу внутри апотрахеальной выделяют несколько форм: диффузную – одиночные клетки ее рассеяны в толще годичного кольца; метатрахеальную – клетки, соединяясь в горизонтальные или косо ориентированные цепочки, нередко объединяющие промежутки между смежными лучами; терминальную – одиночные, короткие или длинные (одно- или более- слойные) цепочки у внешней границы кольца. Из перечисленных форм апотрахеальной паренхимы самой примитивной считается диффузная, из которой выводится полосная и цепочечная – метатрахеальная и далее более специализированная паратрахеальная паренхима [5, 14].

Таблица 1

Виды дендрофлоры Терско-Кумских бурунных степей

<p>Сем. Aceraceae – Кленовые 1. <i>Acer compestre</i> L. – Клен полевой 2. <i>Acer tataricum</i> L. – Клен татарский Сем. Asteraceae – Сложноцветные 3. <i>Artemisia tschernieviana</i> Bess. – Полынь Черняева Сем. Asclepiadaceae – Ластовниковые 4. <i>Periploca graeca</i> L. Обвойник греческий Сем. Berberidaceae – Барбарисовые 5. <i>Berberis vulgaris</i> L. – Варбарис обыкновенный. Сем. Caprifoliaceae – Жимолостные 6. <i>Viburnum lantana</i> L. – Калина гордовина 7. <i>Viburnum opulus</i> L. – Калина обыкновенная 8. <i>Sambucus nigra</i> L. – Бузина черная Сем. Celastraceae – Берисклетовые 9. <i>Euonymus europaea</i> L. – Берисклет европейский Сем. Cornaceae – Кизилловые 10. <i>Cornus mas</i> L. – Кизил мужской 11. <i>Thelycrania australis</i> (C. A. Mey.) Sanadze. – Теликрания австралийский Сем. Corylaceae – Лещиновые 12. <i>Corylus avellana</i> L. – Лещина обыкновенная Сем. Elaeagnaceae – Лоховые 13. <i>Elaeagnus angustifolia</i> L. – Лох узколистный Сем. Ephedraceae – Хвойниковые 14. <i>Ephedra distachya</i> L. – Хвойник двухколосковая Сем. Fagaceae – Буковые 15. <i>Quercus robur</i> L. – Дуб черешчатый. Сем. Oleaceae – Маслиновые 16. <i>Fraxinus excelsior</i> L. – Ясень обыкновенный 17. <i>Ligustrum vulgare</i> L. – Бирючина обыкновенная Сем. Moraceae – Тутовые 18. <i>Morus alba</i> L. – Шелковица белая</p>	<p>Сем. Rhamnaceae – Крушиновые 19. <i>Frangula alnus</i> Mill. – Крушина ольховидная 20. <i>Rhamnus cathartica</i> L. – Жестер слабительный 21. <i>Rhamnus pallasii</i> Fisch. et Mey. – Жестер Палласа 22. <i>Paliurus spina-chisti</i> Mill. – Держи-дерево Сем. Rosaceae – Розоцветные 23. <i>Amygdalus nana</i> L. – Миндаль низкий 24. <i>Rosa canina</i> L. – Роза собачья 25. <i>Cydonia oblonga</i> Mill. – Айва продолговатая 26. <i>Pyrus caucasica</i> Fed. – Груша кавказская 27. <i>Pyrus salicifolia</i> Pall. – Груша иволистная 28. <i>Malus orientalis</i> Uglitzkitch ex Juz. Яблоня восточная 29. <i>Mespilus germanica</i> L. – Мушмула германский 30. <i>Crataegus ambigua</i> C.A. Mey. Ex Beck – Боярышник сомнительный 31. <i>Crataegus monogina</i> Jacq. Боярышник однопестичный 32. <i>Rosa corymbifera</i> Borbh. – Роза щитконосная 33. <i>Prunus spinosa</i> L. – Слива колючая, терн 34. <i>Prunus divaricata</i> Ledeb. – Слива растопыренная Сем. Salicaceae – Ивовые 35. <i>Salix caspica</i> Pall. – Ива каспийский 36. <i>Salix capraea</i> L. – Ива козья Сем. Simarubaceae – Симарубовые 37. <i>Ailanthus altissima</i> (Miii) Swingle. – Айлант высочайший Сем. Solanaceae – Пасленовые 38. <i>Salanum pseudopersicum</i> Poiark. – Паслен ложноперсидский Сем. Tamaricaceae – Гребенщиковые. 39. <i>Tamarix ramosissima</i> Ledeb. – Гребенщик многоветвистый</p>
---	--

Исходной формой паратрахеальной паренхимы считается вазицентрическая паренхима (образующая сплошную или прерывистую обкладку вокруг сосудов), из которой возникла крыловидная (паренхимная обкладка которой образует боковые выросты – «крылья») и наиболее специализированная сомкнуто-крыловидная (боковые



выросты – «крылья» обкладок смежных сосудов смыкаются между собой). Крыловидная и сомкнуто-крыловидная формы паренхимы наиболее распространены в биотопах с теплым климатом и длительным вегетационным периодом [5].

Таблица 2

**Встречаемость структурных признаков вторичной ксилемы
в древесинах растений бурунных степей Восточного Кавказа (изучено 39 видов)**

Группы и варианты проявления признаков	Цифровой код признака (баллы)	Встречаемость признаков	
		число видов	%
12*. Тип аксиальной (осевой) паренхимы			
апотрахеальная	1	2	5.12
апотрахеальная и паратрахеальная	3	1	2.56
апотрахеальная – диффузная	4	3	7.69
апотрахеальная – диффузная. метатрахеальная	5	6	15.38
апотрахеальная – терминальная	6	2	5.12
апотрахеальная – диффузная. метатрахеальная. терминальная	8	2	5.12
апотрахеальная – метатрахеальная	10	3	7.69
паратрахеальная – вазикентрическая	12	4	10.25
паратрахеальная – вазикентрическая. крыловидная	13	1	2.56
паратрахеальная – вазикентрическая. апотрахеальная – диффузная	18	5	12.82
паратрахеальная – вазикентрическая. апотрахеальная – диффузная и терминальная	19	3	7.69
паратрахеальная – вазикентрическая. апотрахеальная – диффузная. метатрахеальная. терминальная	22	1	2.56
апотрахеальная и паратрахеальная. вазикентрическая. терминальная	3. 20	1	2.56
апотрахеальная и паратрахеальная. метатрахеальная. терминальная	3. 22	1	2.56
апотрахеальная – диффузная. метатрахеальная. паратрахеальная – вазикентрическая	5. 12	4	10.25
13. Количество аксиальной (осевой) паренхимы			
отсутствуют	1	13	33.33
скудная	2	17	43.59
умеренное количество	3	1	2.56
обильная	4	7	17.94
от скудной до обильной	6	1	2.56
14. Тип радиальных лучей			
гетерогенные	1	20	51.28
гетерогенные с тенденцией к гомогенным	2	1	2.56
гетерогенные. гомогенные	3	4	10.25
гомогенные	4	10	25.64
гомогенные с тенденцией гетерогенности	5	3	7.69
гомогенно – палисадные и гетерогенные	6	1	2.56
15. Ширина (рядность) лучей			
однорядные	1	4	10.25
однорядные. двурядные. трехрядные	3	11	28.20
однорядные. двурядные. трехрядные. многорядные	4	12	30.76
однорядные. многорядные	5	5	12.82
однорядные. двурядные	6	7	17.94
16. Высота (слойность) лучей			
низкие (до 20 клеток. редко выше)	1	10	25.64
среднее (до 50 клеток. редко выше)	2	21	53.84
высокие (до 50 – 100 клеток и более)	3	8	20.51



Окончание табл. 2

17. Наличие у лучей однорядных окончаний			
длинные однорядные окончания	1	11	28.20
короткие однорядные окончания	2	6	15.38
без однорядных окончаний	3	12	30.76
короткие однорядные окончания и без однорядных окончаний	4	2	5.12
без окончаний. с короткими и длинными однорядными окончаниями	5	8	20.51
18. Ярусность элементов древесины			
члеников сосудов	3	8	20.51
ярусность элементом не обнаружена	5	31	79.48
19. Наличие в клетках ткани оксалата кальция			
кристаллы	2	6	15.38
друзы	3	2	5.12
оксалат кальция не обнаружен	7	31	79.48
20. Наличие камедных ходов			
отсутствуют	2	39	100

* Итоги анализа 11 групп признаков структур, связанных с выполнением водопроводящей и механической (скелетной) функций, изложены нами в отдельной публикации.

В дендрофлоры полупустынь Терского песчаного массива аксиальная паренхима отличается максимальной полиморфностью, наибольшей вариабельностью. Из 15 вариантов ее проявления нет ни одного резко выделяющегося варианта. Можно назвать лишь четыре варианта, которые в общей сложности встречаются у 19 видов (48,7 %): апотрахеальная – диффузная, метатрахеальная – 6 видов (15.38 %), паратрахеальная – вазикентрическая – 4 вида (10.25 %), паратрахеальная – вазикентрическая, апотрахеальная – диффузная – 5 видов (12.82 %), апотрахеальная – диффузная, метатрахеальная, паратрахеальная – вазикентрическая – 4 вида (10.24 %). Все остальные варианты встречаются не более чем у 1-3 видов.

Апотрахеальные формы паренхимы в чистом виде отмечены у 18 видов (46.2 %). Но если учесть все случаи ее присутствия (отдельно или совместно с формами паратрахеальной паренхимы), то количество видов достигнет 34 (87.2 %). Паратрахеальные формы паренхимы в чистом виде отмечены только у 5 видов (12.82 %), а с учетом присутствия ее вместе с формами апотрахеальной паренхимы – у 21 вида (53.8 %).

Разные формы аксиальной паренхимы обычно встречаются совместно и в различных сочетаниях, в зависимости от видовой принадлежности. Причем одновременно могут присутствовать формы (и типы) различных уровней структурной организации. Но наиболее распространенными среди древесин видов полупустынных степей Затеречья являются формы более примитивной апотрахеальной паренхимы (у 87.2 % видов), хотя достаточно часто присутствуют и формы более специализированной паратрахеальной паренхимы (53.8 %). В чистом виде конкретные ее формы представлены крайне редко.

По количеству аксиальной паренхимы выявлено пять вариантов. Часто она отсутствует – у 13 видов (33.3 %), либо скудно представлена – 17 видов (43.6 %). Обильно паренхима отмечена лишь у 7 видов (17.94 %), у оставшихся (5.1 %) представлена скудной, обильно, либо умеренно.

Лучевая (радиальная) паренхима, как и аксиальная паренхима, выполняет двоякую функцию – запасание пластических веществ и проведение их, но в радиальном направлении. Древесинные лучи различаются по составу или форме клеток, рядности (ширине), слойности (количество слоев клеток по высоте луча), наличию и размерам однорядных окончаний, наличию или отсутствию контактов с водопроводящими элементами [5, 15, 16, 17]. Лучи могут состоять только из стоячих и квадратных клеток (гомогенно-палисадный), лежащих и стоячих клеток, малоотличающихся по размерам (слабогетерогенный), из стоячих, квадратных и лежащих клеток (гетерогенный), или состоящие только лежащих клеток (гомогенный). Стоячие, квадратные и лежащие клетки различаются и функционально: стоячие и квадратные клетки лучше приспособлены для контакта с водопроводящими элементами и передачи питатель-



ных веществ из клеток лучей в сосуды [16, 17, 19]. Лежачие клетки, как правило, лишены контактов с водопроводящими элементами и лучше специализированы для запасаания питательных веществ и транспортирования их в горизонтальном направлении. По мнению Г. Брауна и его соавторов [15], лучевые клетки делятся на передающие (обычно краевые стоячие), передвигающие (внутренние лежащие) и запасающие (обычно краевые).

В дендрофлоре полупустынных степей Затеречья выявлено 6 вариантов проявления данного признака, среди которых выделяются более распространенные два: чаще всего здесь присутствуют гетерогенные лучи – у 20 видов (51.3 %), реже – гомогенные лучи – 10 видов (25.6 %). В общей сложности в древесинах 26 (66.7 %) видов присутствуют гетерогенные лучи (у некоторых из них наряду с гомогенными). Гомогенные лучи отдельно или совместно с гетерогенными отмечены у 17 видов (43.6 %). Доминирование гетерогенных лучей скорее обусловлено преобладанием в дендрофлоре кустарниковой биоморфы. Для тонкостебельных кустарников, лиан и полукустарников (например, *Artemisia tshernieviana* Bess.) характерны гомогенно-палисадные лучи.

По **ширине (рядности) лучи** бывают однорядные, двухрядные, трехрядные и многорядные. Среди 39 видов дендрофлоры полупустынных степей по этой группе признаков выявлено 5 вариантов. Только узкие (однорядные) лучи присутствуют лишь у 4 видов (10.25 %). Существенно преобладают, являются древесины с присутствием однорядных лучей, наряду с более широкими – двухрядными, трехрядными, многорядными лучами – 35 (89.7 %) видов. Но среди них особо выделяются древесины с присутствием одновременно однорядных, двурядных и трехрядных лучей – 11 видов (28.2 %) и имеющие, кроме того, и многорядные лучи – 12 видов (30.8 %). Последние два варианта вместе охватывают более половины видов дендрофлоры исследуемой территории – 23 вида (почти 60 %). Важно отметить характерное для всех изученных видов присутствие примитивных однорядных лучей (как правило, совместно с более специализированными широкими двух- и трехрядными лучами).

По **высоте (слойности) лучи** могут быть низкие (до 20 клеток, редко выше), средние (до 50, редко выше) и высокие (50-100 клеток и более). Для древесин более половины исследованных видов – 21 (53.8 %) характерны лучи средней высоты, у 10 видов (25.6 %) – низкие, у 8 видов (20.5 %) – высокие. Преобладание лучей средней и высокой слойности в древесинах способствует витализации ксилемы и, возможно, компенсирует функцию запасаания и перемещение пластических веществ в вертикальном направлении у видов со скудной аксиальной паренхимой.

Присутствие или отсутствие однорядных окончаний у (двух-, трех- и многорядных) **лучей** и их размеры – один из признаков, характеризующих уровень структурной организации этой ткани. В процессе эволюции, по мере специализации гетерогенных двух-многорядных лучей, наряду с другими структурными изменениями (уменьшение высоты клеток при увеличении их длины) происходит укорочение и элиминация их однорядных окончаний. В дендрофлоре бурунных степей этот признак проявляется в 5 вариантах. Наиболее часто (11 видов, 28.2 %) представлены древесины, лучи которых имеют длинные однорядные окончания, и с лучами без однорядных окончаний (12 видов, 30.8 %). То есть эти два варианта почти одинаково представлены. Если из 39 древесин выбрать все, имеющие длинные однорядные окончания (в том числе в сочетании с другим проявлением признака), то наберется 19 (58.7 %) видов. Аналогичное суммирование древесин с присутствием лучей с короткими окончаниями и без них показывает преобладание здесь (у 28 видов, 71.8 %) более специализированных лучей – с короткими однорядными окончаниями, либо без однорядных окончаний.

Ярусность в расположении элементов древесин – не очень часто встречающийся признак. У одних видов это касается водопроводящих или механических элементов, у других – лучевых элементов. В изученной дендрофлоре на примере членников сосудов такое явление отмечено только у 8 (20.5 %) видов: *Cydonia oblonga* Mill., *Euonymus europaea* L., *Crataegus monogyna* Jacq., *Malus orientalis* Uglizk., *Prunus divaricata* Ledeb., *Tamarix ramosissima* Ledeb., *Sambucus nigra* L., *Ephedra distachya* L., *E. procera* Fisch. et C.A. Mey. У остальных (79.5 %) – такого не наблюдается.



Относительно **наличия в клетках ткани оксалата кальция** нет единого мнения. Одни исследователи связывают присутствие их с экологическими условиями местообитаний, тогда они не всегда будут присутствовать в древесине. Но при их наличии форма кристаллов нередко считается специфичным признаком для определенных таксонов и используется для диагностических целей. В клетках тканей большинства древесин (31 вид, 79.5 %) бурунных степей отложения оксалата кальция не обнаружены. И лишь у 6 видов (15.4 %) они отмечены в виде кристаллов и у 2 (5.1 %) – в виде друз.

Камедные ходы в древесине изученных видов не наблюдались.

Важной особенностью древесины растений засушливых полупустынных степей Затеречья является присутствие в составе большинства из них (87.2 %), наряду с сосудами, других структур, дополнительно участвующих в проведении воды, – трахеид, волокнистых трахеид, реже сосудистых трахеид. Из элементов, выполняющих механическую функцию, чаще присутствуют волокна либриформа (69.2 %), нежели волокнистые трахеиды (53.8 %), совмещающие скелетную функцию с водопроводящей. Преобладают: рассеянно-сосудистая древесина с присутствием (наряду с другими) сгруппированных сосудов (64.1 %), с округлыми очертаниями (82.2 %) и малым поперечным сечением (64.2 %); членики сосудов цилиндрической формы (66.6 %); членики сосудов с простой перфорацией (87.2 %), с короткими клювиками на концах (74.5 %) или без клювиков (89.7 %) и тонкими стенками (79.5 %) и очередной межсосудистой поровостью (94.9 %); сосуды со спиральным утолщением и ли спиральной штриховатостью на стенках (61.5 %).

В отличие от других структурных признаков древесинная (аксиальная) паренхима выделяется высоким полиморфизмом, проявляющемся большим разнообразием ее сочетаний среди видов дендрофлоры. Преобладает (чаще встречается) здесь примитивная, апотрахеальная паренхима (87.2 %), в том числе в сочетании с формами более специализированной паратрахеальной паренхимой. Однако и паратрахеальная паренхима в чистом виде, или в сочетании с другими её формами, присутствует у многих видов (53.8 %). У большей части видов она отсутствует либо скудно представлена (76.9 %).

В горизонтальной паренхиме доминируют гетерогенные лучи (в чистом виде и совместно с гомогенными лучами) – 66.7 %, что обусловлено преобладанием здесь кустарниковых жизненных форм с узкими диаметрами стволов. Гомогенные лучи отдельно или совместно с гетерогенными отмечены у древесных видов с биоморфой дерево, либо у кустарников, но с более или менее широким диаметром стволиков. Причем гомогенные лучи в чистом виде отмечены только в древесине деревьев. Характерно присутствие в древесине подавляющего большинства видов однорядных лучей, причем чаще совместно с более специализированными широкими лучами (89.7 %). Наличие наряду с однорядными также двух-, трех- и многорядных лучей, вероятно, многим видам компенсирует отсутствующую или скудно представленную аксиальную паренхиму. На фоне гетерогенизации лучей происходит и функциональное сближение стоячих и квадратных клеток лучей с клетками аксиальной (вертикальной) паренхимы. Преобладание в горизонтальной паренхиме лучей средней и высокой слойности также способствует витализации ксилемы и перемещению пластических веществ в вертикальном направлении.

Из результатов исследований следует, что в ходе естественного отбора и приспособительной эволюции заселение засушливых полупустынных местообитаний происходило, как правило, за счет видов со структурами (члениками сосудов с простой перфорацией), специализированными для лучшего проведения воды. При этом часто сопутствующие им более примитивные элементы – трахеиды и волокнистые трахеиды, очевидно, способствуют снижению напряженности водообмена в условиях высоких летних температур и дефицита влаги. Резкое проявление гетеробатмии паренхимной ткани и ее высокий полиморфизм, в отличие от трахеальных элементов, можно объяснить различными темпами эволюционной специализации этих тканей, функциональными различиями этих структурных элементов и полифункциональностью паренхимной ткани.



Знание структурных особенностей древесины может значительно облегчить подбор видов для восстановления и создания новых противоэрозионных насаждений (лесов и лесополос) в засушливых условиях Терско-Кумских песков.

Список литературы

1. Дадашева Ш.Г. Анатомический анализ водопроводящего комплекса вегетативных органов древесно-кустарниковых пород пустынь и полупустынь Азербайджана. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1963. – 18 с.
2. Колосова М.И. Фитоценотическое значение строения водопроводящей системы древесных растений // Лесоведение. – 1967. – № 4. – С. 26-35.
3. Колосова М.И. Организация древесины и водный фактор // Сообщ. по анатом. и физиол. древесных растений. Матер. к науч.-техн. конф. – Л., 1967. – С. 9-13.
4. Умаров М.У. Влияние структуры древесины на распределение видов дендрофлоры в различных биотопах // Вестник Академии наук Чеченской Республики. – 1994. – Вып. 1. – С. 109-120.
5. Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю. Структурные особенности древесины кустарников и кустарничков арктической флоры России / Отв. Ред. В.М. Еремин. – СПб.: Изд-во Росток, 2002. – 272 с.
6. Яценко-Хмелевский А.А. Принципы систематики древесины // Тр. Ботан. ин-та АН Арм. ССР. – 1948. – Т. 5. – С. 5-155.
7. Яценко-Хмелевский А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 337 с.
8. Яценко-Хмелевский А.А., Гзырян М.С. Анатомия древесины и экологическая эволюция двудольных // Вопр. ботаники. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 2. – С. 827-839.
9. Умаров М.У., Чавчавадзе Е.С., Волкова С.В. К методике создания информационного банка данных структуры древесины покрытосеменных // Горные экосистемы и их компоненты / Тр. Междунар. конф. Ч. 3. – М.: Т-во научн. изд. КМК, 2007. – С. 143-147.
10. Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. – М., 1948. – 300 с.
11. Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. – М.; Л., 1964. – 236 с.
12. Чавчавадзе Е.С. Паренхима древесины хвойных, ее морфологические особенности и диагностическое значение // Дисс. ...канд. биол. наук. – Л., 1966. – 396 с.
13. Чавчавадзе Е.С. Древесина хвойных. – Л., 1979. – 192 с.
14. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.; Л., 1966. – 611 с.
15. Braun H.J. Funktionelle Histologie der sekundären Sprossachse // I. Das Holz. Berlin, – 1970. – 192 s.
16. Мигахид, М.М. Эволюция связи лучевой паренхимы с водопроводящей системой в древесине покрытосеменных двудольных. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1978. – 21 с.
17. Хумбо-Салазар К.А. Взаимосвязь признаков строения сердцевинных лучей, водопроводящей системы и осевой паренхимы в древесине. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1985. – 21 с.
18. Grosser D. Die Holzer Mitteleuropas. – Berlin, 1977. – 208 s.
19. Chattaway M.M. The development of horizontal canals in rays // Austral. J. Sci. Res. – 1951. – Vol. 4. – № 1. – P. 1-11.

PARENCHYMAL TISSUES OF SECONDARY XYLEM OF ARBOREOUS SPECIES OF SEMIDESERTS OF THE EAST CAUCASUS (CHECHEN REPUBLIC)

M. U. Umarov²

E. S. Chavchavadze¹

A. D. Abubakarov²

¹ Komarov Botanical Institute RAS
prof. Popova St., 2, S.Petersburg,
197376, Russia

² Complex Research Institute,
Staropromyslovoye Highway, 21 a,
Grozny, 364051, Russia

Parenchymal tissues – axial (longitudinal) and radial (horizontal) wood parenchyma of 39 dendroflora species semidesert areas have been studied. Structural features and repeatability of concrete versions manifestation have been investigated.

Key words: xylema, structure of wood, set of attributes, frequency of repeatability structural features, axial and radial parenchymas, structural peculiarities.